Persistance de la disposition alterne ou primitive dans les cotylédons de la Betterave (*Beta vulgaris*), et de plusieurs autres Chénopodiacées,

PAR M. G. CHAUVEAUD.

Les Chénopodiacées sont une des familles où l'appareil conducteur montre avec le plus de netteté la persistance de son état primitif. Cet état primitif caractérisé, comme on sait[1], par la disposition *alterne* des faisceaux criblés et vasculaires, se trouve conservé, chez la plupart des Chénopodiacées, jusque dans leurs cotylédons.

Ce fait doit être signalé, chez ces plantes, avec d'autant plus d'insistance, que les descriptions anatomiques les plus récentes ont servi à une interprétation qui le contredit.

En effet, dans son Mémoire[2], M. Fron, confirmant d'ailleurs à ce point de vue l'opinion régnante, s'exprime ainsi :

« Le passage de la structure de la racine à celle de la tige s'effectue chez les Chénopodiacées en des points très différents de l'axe hypocotylé. Dans les genres *Atriplex*, *Salsola*, *Suæda*, le passage se produit dans la région inférieure de cet axe; au contraire, dans les genres *Beta*, *Spinacia*, il ne s'effectue que légèrement au-dessous de l'insertion des cotylédons. Les genres *Chenopodium*, *Blitum* offrent des cas intermédiaires.

« Les *faisceaux normaux* de la racine se transforment par division des faisceaux libériens et des faisceaux ligneux, puis par rotation de ces derniers, de manière à former des faisceaux libéro-ligneux radiaux au nombre de quatre qui sont les *faisceaux caulinaires* de la tige.

« Les *faisceaux cotylédonaires* prennent naissance sur les faisceaux caulinaires, en des points qui varient suivant les genres. Chez les *Atriplex*, *Blitum*, *Beta*, ils prennent naissance seulement dans le hau de l'axe; chez les *Salsola*, *Suæda*, ils apparaissent dès la base. »

1. G. Chauveaud, Sur la persistance de la structure alterne dans les cotylédons du Lamier blanc et de plusieurs autres Labiées. *Comp.-Rend. Acad. des Sc.*, 21 mars 1904.

2. G. Fron, Recherches anatomiques sur la racine et la tige des Chénopodiacées. *Ann. des Sc. nat.*, VIII[e] Série, t. IX.

D'après ces conclusions, dans les Chénopodiacées les faisceaux des cotylédons seraient des faisceaux *libéro-ligneux* ou *superposés* qui naîtraient de faisceaux caulinaires ayant déjà acquis eux-mêmes cette disposition superposée. Par conséquent on ne devrait point trouver dans leurs cotylédons cette persistance de la disposition alterne ou primitive que nous annonçons.

Pour démontrer l'existence de cette disposition, nous étudierons le développement de l'appareil conducteur selon notre méthode habituelle, en considérant cet appareil en lui-même, sans admettre *a priori*, comme on le fait d'ordinaire, que la racine et la tige sont caractérisées par une structure originelle différente dont il s'agit d'expliquer le raccordement. Nous ferons cette étude sur des types déjà décrits, afin de justifier d'une manière plus probante la description nouvelle que nous proposons.

Comme premier exemple, nous choisirons la Betterave (*Beta vulgaris*), parce que c'est la plante qui a donné lieu aux plus nombreuses observations.

BETA VULGARIS.

Dès 1839, DECAISNE montra[1] que le tubercule de la Betterave, dans la plus grande partie de sa longueur, rentre dans la structure des racines par tout ce qui dépend de la composition de ses différentes parties.

M. VAN TIEGHEM donna de la racine proprement dite une description très précise[2].

Un peu plus tard, M. PRILLIEUX[3] étudia le développement de la plantule dans deux espèces de Betterave. Il trouva que le caractère essentiel de la racine, tiré de l'organisation du système vasculaire primordial et du mode d'apparition des vaisseaux, n'est pas dans la Betterave exclusivement propre au pivot et que la tigelle le présente aussi nettement que la

1. DECAISNE, *Comptes Rend. Acad. des Sc.*, 1838.
2. VAN TIEGHEM, Symétrie de structure des plantes vasculaires. *Ann. des Sc. nat.*, 1re Série, t. XIII 1870.
3. ED. PRILLIEUX, Anatomie comparée de la tigelle et du pivot de la Betterave pendant la germination. *Bull. Soc. Bot. de France*, 1877.

racine ». Puis il conclut ainsi : « On ne saurait, je pense, trouver d'exemple plus propre à démontrer combien a été juste la vue de M. Clos quand il a proposé de désigner sous le nom de *collet* « toute la partie de l'axe comprise entre les cotylédons et la base de la racine désignée elle-même par le lieu où commencent à se montrer les rangs réguliers et symétriques des radicelles [1]. »

Enfin M. Fron, reprenant l'étude de la Betterave [2], donne plusieurs figures de coupes transversales menées au-dessous de l'insertion des cotylédons. Il décrit la division des faisceaux libériens et ligneux de la racine et les diverses phases de la rotation des faisceaux ligneux, d'où résulte la formation des faisceaux caulinaires desquels naissent les faisceaux cotylédonaires, conformément à ses conclusions générales rappelées ci-dessus.

Cet auteur figure en outre la plantule qui a fourni les coupes précédentes. Cette plantule présente, entre ses deux cotylédons largement épanouis, deux feuilles longues de 8 mm. Or, à cette période du développement, l'appareil conducteur a subi déjà des modifications nombreuses.

En particulier, certains éléments primaires ont disparu emportant avec eux le caractère de la disposition primitive. Ce fait, alors ignoré, explique pourquoi cette plantule ne pouvait conduire à une interprétation exacte.

Étude du développement. Première phase. — Nous étudierons des plantules beaucoup plus jeunes, dont les cotylédons sont encore enfermés dans le tégument de la graine et dont la radicule atteint à peine un centimètre de longueur. Sur de telles plantules, on constate aisément que les deux faisceaux ligneux primitifs se continuent de la radicule, dans toute la longueur de l'hypocotyle, jusque dans les cotylédons. Afin de pénétrer dans ces cotylédons, ils s'infléchissent vers l'extérieur, mais demeurent toujours dans le même plan vertical. Ainsi, *les deux faisceaux ligneux primitifs ne se divisent pas et ne subissent aucun mouvement de rotation.*

Les deux faisceaux libériens primitifs se continuent, de même,

1. Clos, *Ann. des Sc. nat.*, 3e Série, t. XIII.
2. *Loc. cit.*

de la radicule dans la plus grande partie de l'hypocotyle ; puis au-dessous des cotylédons, ils se continuent chacun par deux faisceaux libériens qui s'écartent l'un de l'autre pour s'infléchir dans les cotylédons, les deux faisceaux libériens voisins de chaque faisceau ligneux primitif accompagnant ce faisceau dans le cotylédon qui lui correspond.

Si l'on fait une coupe transversale de l'hypocotyle immédiate-

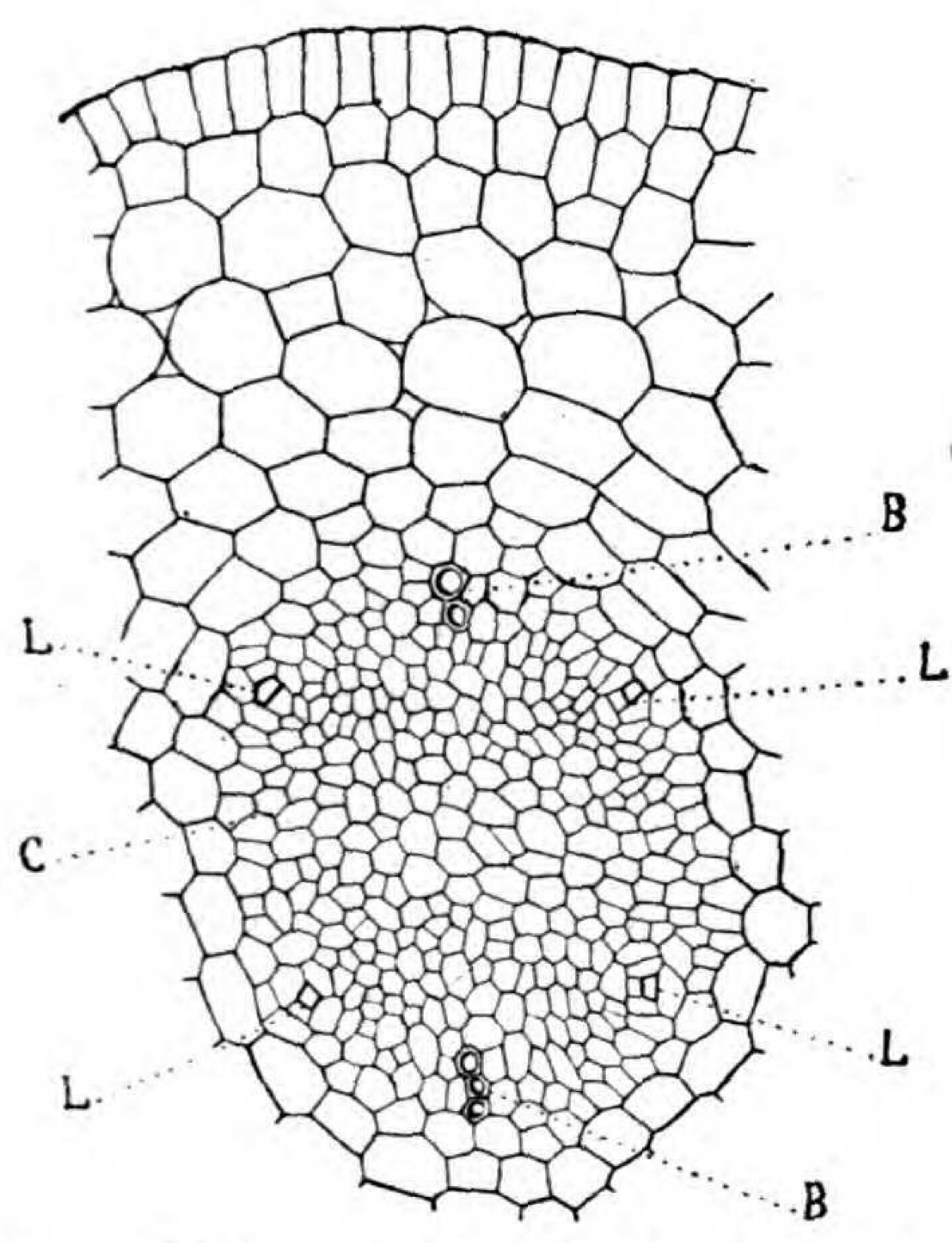


Fig. 1. — *Beta vulgaris*. — Section transversale de la tige menée au-dessous des cotylédons : L, faisceau libérien; B, faisceau ligneux alterne ou primitif; C, cellules de conjonctif situées entre les deux faisceaux libériens, qui se cloisonneront, plus tard, pour donner les faisceaux libéro-ligneux caulinaires.

ment au-dessous des cotylédons, on voit un faisceau ligneux primitif (B, fig. 1) alterne avec deux faisceaux libériens (L, fig. 1). Ces derniers correspondent chacun à une moitié du faisceau libérien primitif de la radicule, ainsi que nous venons de l'expliquer.

En faisant une section transversale, à la base d'un cotylédon, on retrouve ces deux sortes de faisceaux dans la même position alterne. Le faisceau ligneux (B, fig. 2), continuation directe du faisceau ligneux primitif de la radicule, est formé de deux vaisseaux disposés en file radiale sur la ligne médiane. Chaque faisceau libérien latéral (L, fig. 2) correspond à la moitié du faisceau libérien primitif de la radicule. Ces faisceaux libériens latéraux présentent déjà un développement assez avancé ; toute-

fois les cloisonnements en série régulière, caractéristiques des formations secondaires, ne se montrent pas encore.

A ce stade, dans toute la hauteur de l'hypocotyle, le système conducteur différencié est représenté exclusivement par les faisceaux alternes que nous venons d'indiquer et il est tout entier destiné aux cotylédons. Il n'y a encore aucune trace de *faisceaux caulinaires*, aucune indication même de superposition des éléments libériens et ligneux, pouvant permettre de parler de faisceaux libéro-ligneux, comme on peut le constater par l'examen de la figure 1. Par conséquent, *les faisceaux cotylédo-*

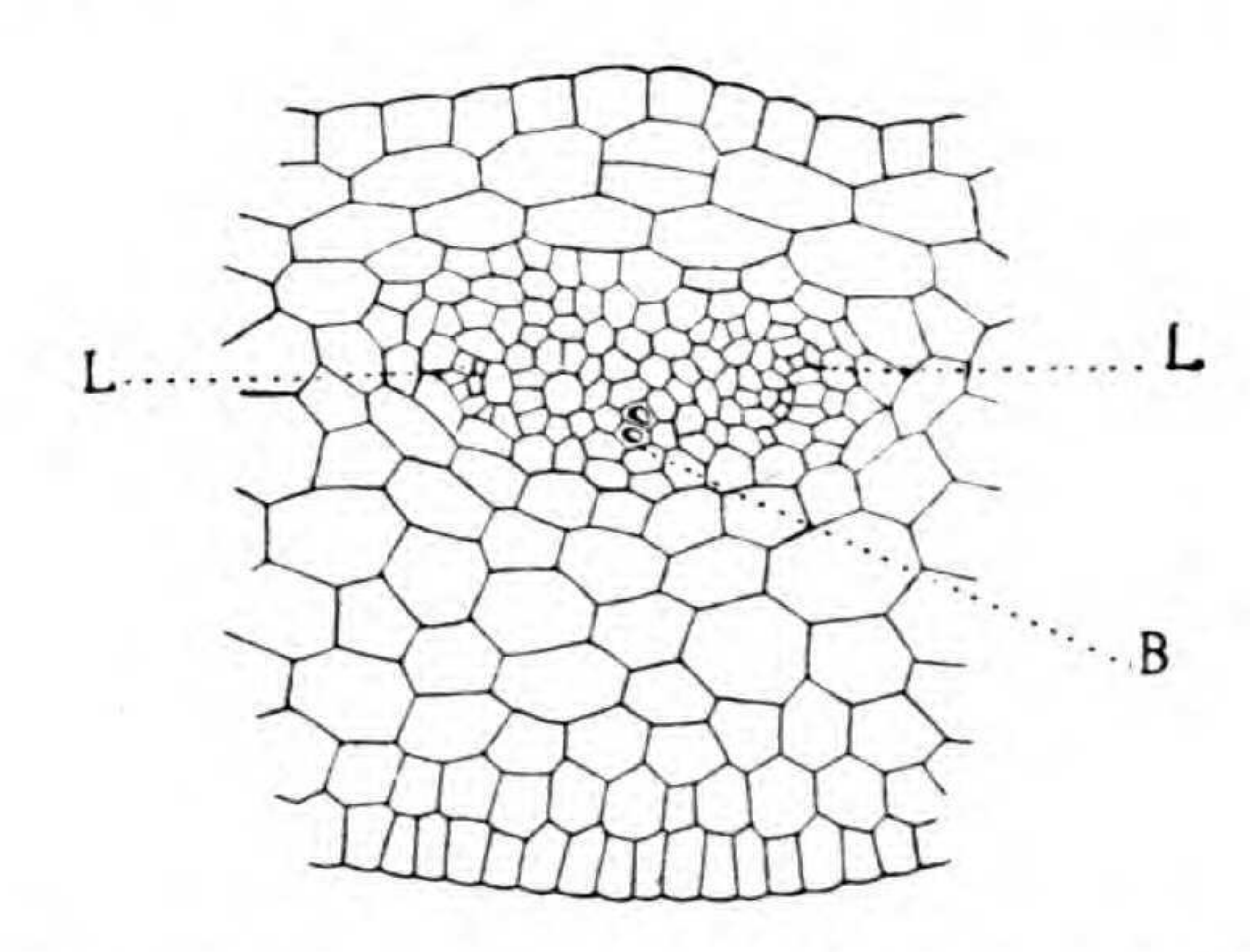


Fig. 2. — *B. vulgaris*. — Section transversale menée à la base du cotylédon. État très jeune.

REMARQUE. — Les mêmes lettres ont même signification dans toutes les figures, qui, à l'exception de la première, représentent toutes une section transversale de la base du cotylédon, dont la portion contenant les faisceaux est seule représentée.

naires ne naissent point des faisceaux caulinaires. Ils sont la continuation directe des faisceaux de la radicule et leur origine primitive est manifestée par leur disposition alterne.

C'est dans l'espace laissé libre par l'écartement des deux faisceaux libériens du même côté qu'apparaîtront plus tard les faisceaux caulinaires. Les cellules non différenciées que l'on voit dans cet espace (C, fig. 1) se diviseront pour leur donner naissance.

En suivant la marche du développement de l'appareil conducteur, sur une série de plantules de plus en plus âgées, à partir de la précédente, on constate qu'elle s'effectue de la manière suivante : de nouveaux vaisseaux se différencient en dedans des précédents formant avec eux un faisceau ligneux nettement alterne. C'est la fin de la *première phase*.

Puis d'autres vaisseaux se différencient, de part et d'autre de ces derniers, représentant les vaisseaux intermédiaires qui correspondent à la *seconde phase*.

Enfin d'autres vaisseaux se différencient à la suite, en dedans du liber; ce sont les vaisseaux superposés. C'est le commencement de la *troisième phase*.

A partir de ce moment, on distingue aisément, dans les cellules situées entre ces derniers vaisseaux et le liber, les cloisonnements qui donnent naissance aux éléments libériens et ligneux secondaires.

Accélération basifuge. — A mesure qu'on s'élève dans le corps de la plantule, à partir de la radicule, on observe dans le développement de l'appareil conducteur une accélération très marquée. Cette accélération que nous signalons avec insistance depuis plusieurs années, en raison de son importance, est évidente pour les éléments criblés qui sont maintenant groupés en quatre faisceaux libériens. Elle se traduit pour les éléments vasculaires, par une réduction progressive des vaisseaux primitifs, par la différenciation plus rapide des vaisseaux intermédiaires et superposés et par l'apparition hâtive des formations secondaires, qui est sa manifestation la plus frappante. Mais tant que cette accélération n'a pas entraîné la suppression complète des premières phases du développement de l'appareil conducteur, on voit ces phases se succéder dans le même ordre, aussi bien dans les cotylédons que dans l'hypocotyle et dans la radicule.

Seconde phase. — Sur une seconde plantule un peu plus âgée que la première, faisons une coupe transversale à la base du cotylédon, nous verrons un faisceau ligneux primitif formé de plusieurs vaisseaux disposés en file sur la ligne médiane (B, fig. 3), puis à droite et à gauche des vaisseaux intermédiaires (B', fig. 3).

Troisième phase. — Enfin des vaisseaux superposés (B'', fig. 4), en dehors desquels commencent à se montrer quelques cloisonnements secondaires, apparaissent un peu plus tard.

On peut constater, en outre, par l'examen de plantules successives, que les premiers vaisseaux différenciés entrent en voie de

régression (B, fig. 4 et 5). Ces vaisseaux vont s'atrophier peu à peu et disparaîtront ensuite complètement.

Sur une coupe transversale menée à la base du cotylédon d'une autre plantule plus âgée que les précédentes, on ne retrouve plus, en effet, que quelques-uns de ces vaisseaux (B, fig 5) à peine reconnaissables. Un peu plus tard, il n'en restera aucun vestige (fig. 6). Dès lors, les deux faisceaux libériens (B″, fig. 6) ne seront plus séparés l'un de l'autre que par des cellules de con-

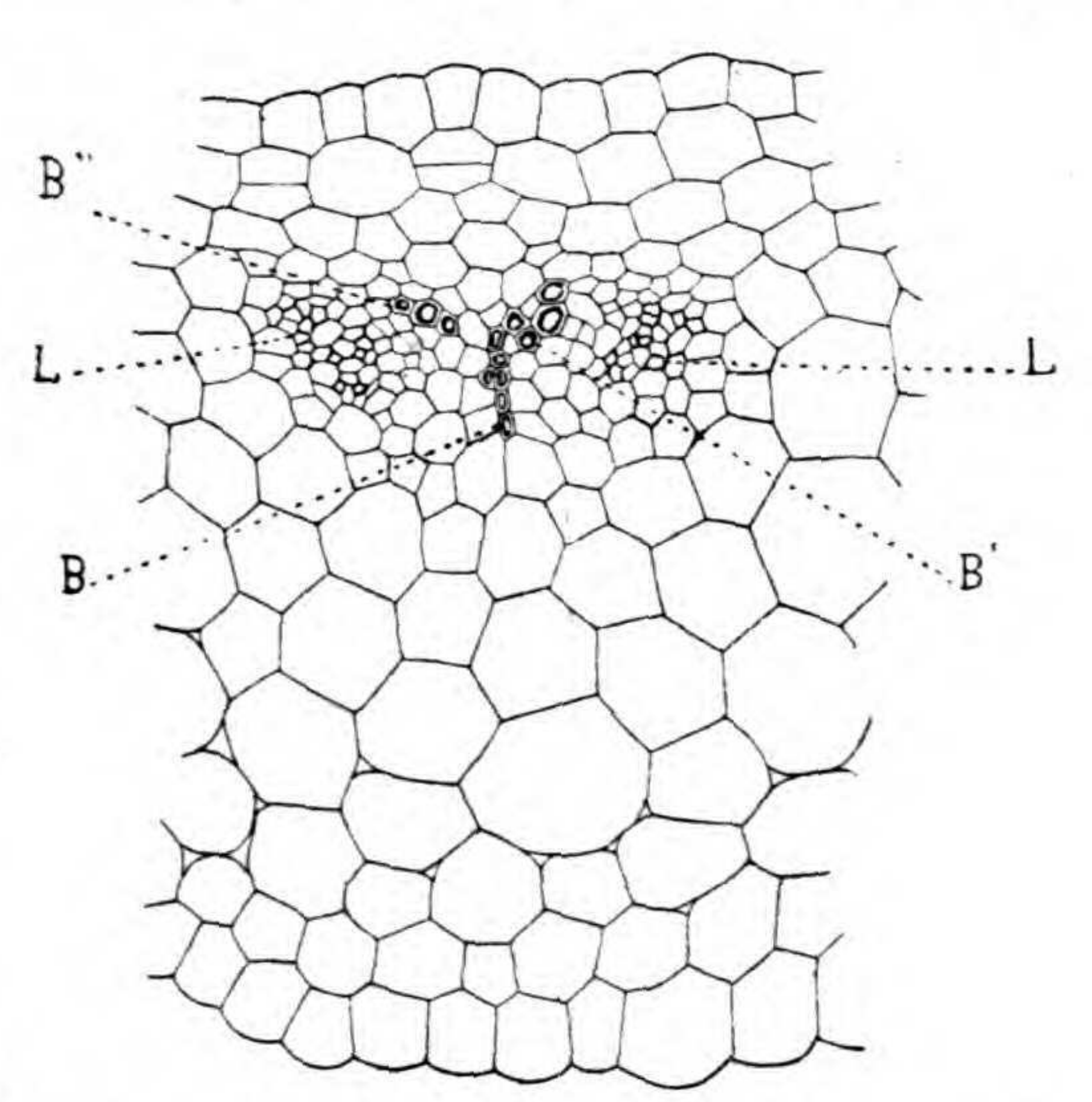


Fig. 3. — Section transversale menée à la base du cotylédon. État plus âgé que le précédent. B′, vaisseaux intermédiaires, correspondant à la seconde phase du développement.

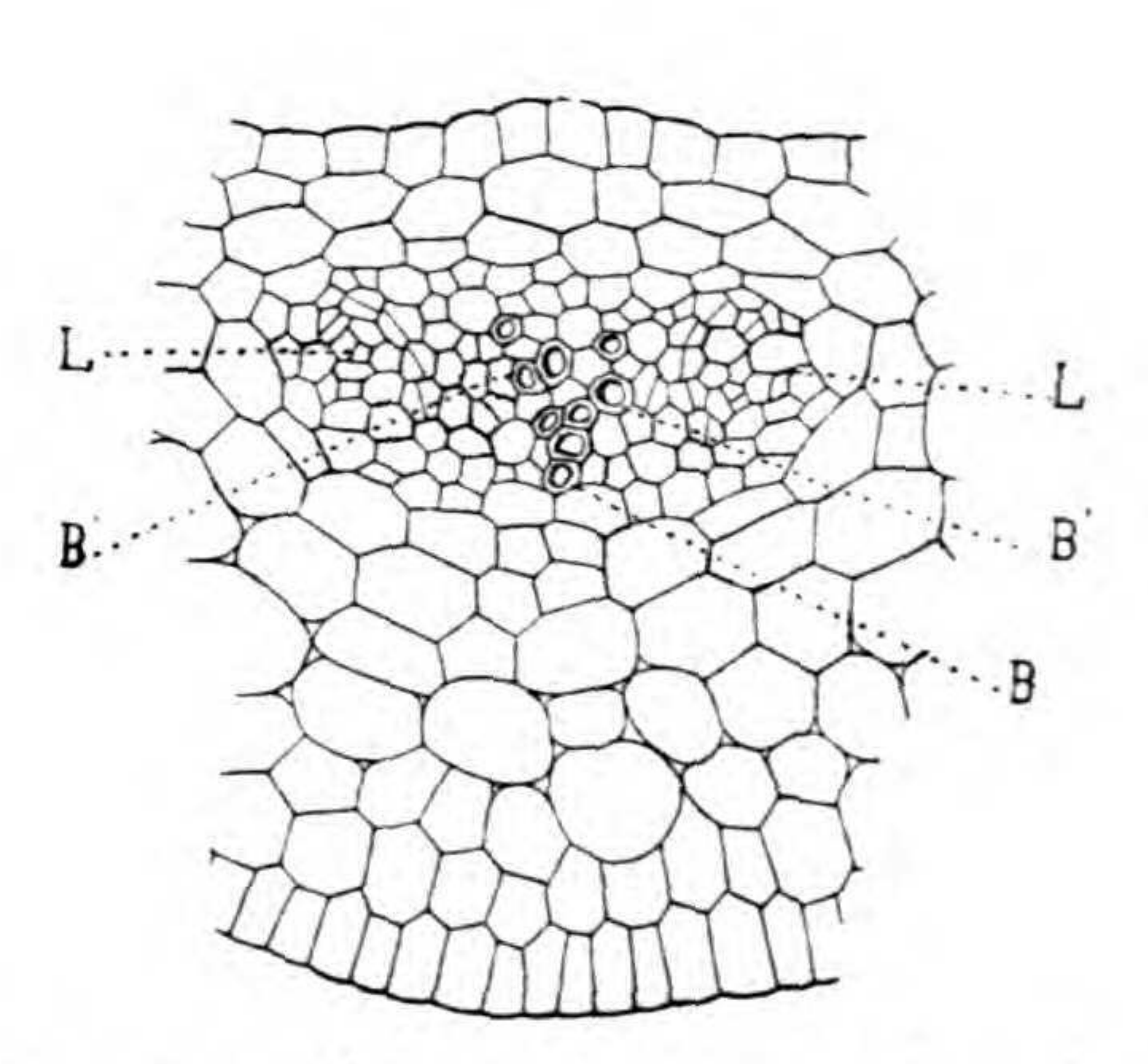


Fig. 4. — État plus âgé que le précédent. B″, vaisseaux superposés correspondant au début de la troisième phase.

jonctif et tous les vaisseaux qui persisteront sont des vaisseaux superposés (B″, fig. 6), c'est-à-dire correspondant à la troisième phase du développement.

A mesure qu'on descend des cotylédons vers la radicule, on constate une différenciation des éléments conducteurs de plus en plus tardive, conformément à ce que nous avons déjà dit de l'accélération basifuge.

Ainsi, dans cette troisième plantule, à la partie supérieure de l'hypocotyle, les vaisseaux alternes ou primitifs ont disparu comme ceux des cotylédons, et les vaisseaux superposés sont différenciés. Mais, un peu plus bas, les derniers vaisseaux alternes subsistent encore et les premiers vaisseaux superposés ne sont pas différenciés. Plus bas encore, presque tous les vais-

seaux alternes subsistent et il y a seulement quelques vaisseaux intermédiaires en voie de différenciation. Enfin, dans la radicule, il n'y a pas encore de vaisseaux intermédiaires différenciés, la phase primitive est seule représentée.

Par conséquent, si on prenait cette troisième plante comme point de départ pour l'étude du développement de l'appareil

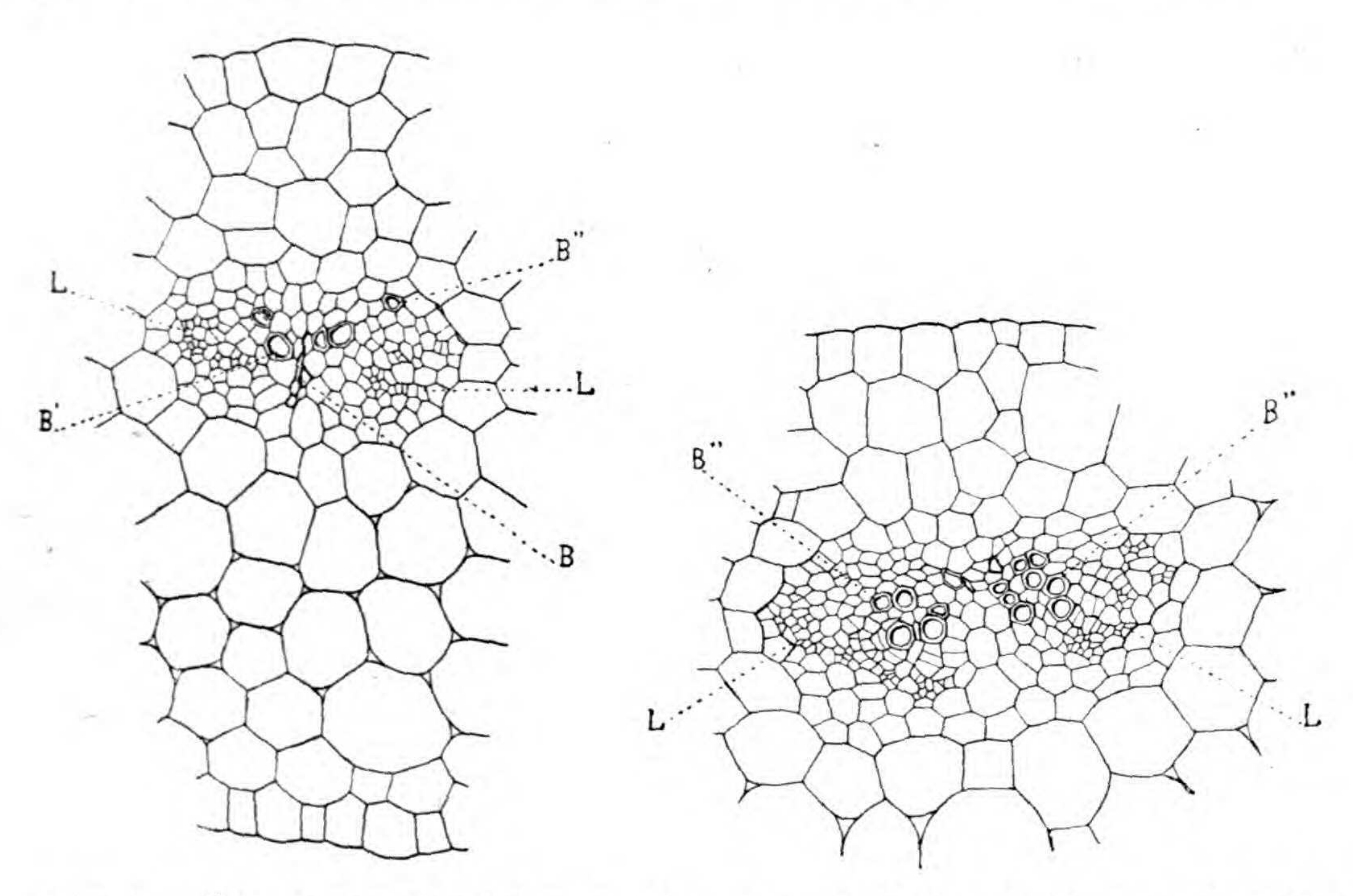


Fig. 5. — État un peu plus âgé montrant les vaisseaux primitifs B, en voie de résorption.

Fig. 6. — État de développement à peu près complet où la disposition superposée est réalisée, par suite de la disparition des vaisseaux alternes et intermédiaires qui donne en apparence deux faisceaux libéro-ligneux.

conducteur, tous les éléments disparus échapperaient à l'observation et l'on serait conduit à regarder cette disposition comme primitive.

Tous les vaisseaux existant dans cette plante, à ce moment, seraient dès lors considérés comme primitifs, au même degré, et suivant l'usage devenu classique, on identifierait les *vaisseaux intermédiaires* de l'hypocotyle et les *vaisseaux superposés* des cotylédons aux *vaisseaux alternes* de la radicule.

Pour expliquer leur situation différente, on serait d'ailleurs obligé d'imaginer un *dédoublement du faisceau ligneux* de la

radicule, puis une *rotation* de chaque portion résultant de ce dédoublement.

Or, notre troisième plante correspond précisément à l'exemplaire choisi par Fron, comme point de départ du développement. Cela montre comment il a été conduit à confirmer cette triple hypothèse de *l'identification*, du *dédoublement* et de la *rotation*.

Afin d'expliquer maintenant comment il a pu faire naître les faisceaux cotylédonaires des faisceaux caulinaires, nous allons indiquer le mode de formation de ces derniers.

Quand les vaisseaux superposés des faisceaux cotylédonaires commencent à se différencier, dans la portion supérieure de l'hypocotyle, les cellules situées entre les deux faisceaux libériens (*c*, fig. 1), demeurées jusque-là à l'état de parenchyme, se cloisonnent pour donner naissance à des arcs libéro-ligneux qui sont le début des *faisceaux caulinaires*. Ces arcs s'unissent latéralement aux faisceaux cotylédonaires préexistants, puis se continuent parallèlement entre eux, vers le haut, au nombre de quatre, alors que les faisceaux cotylédonaires s'infléchissent, comme nous l'avons vu, de chaque côté, vers les cotylédons. Ces faisceaux caulinaires destinés à la gemmule acquièrent très rapidement un développement de plus en plus grand, tandis que les faisceaux cotylédonaires n'ont qu'un développement fort limité.

Il en résulte que les faisceaux cotylédonaires arrivent à prendre, vis-à-vis des faisceaux caulinaires, l'importance relative d'un rameau, par rapport au tronc, et pourront être regardés comme une simple ramification de ces derniers par un observateur non prévenu de leur ordre de formation.

Nous avons étudié le développement de plusieurs autres espèces du genre *Beta* et nous avons trouvé que la marche du développement de l'appareil conducteur ne présente que de légères différences de détail avec celles que nous venons de décrire dans le *B. vulgaris*.

Atriplex hastata.

—

Comme autre exemple, nous allons prendre le second type décrit par M. Fron, l'*Atriplex hastata*.

Ce type avait déjà été étudié par M. GÉRARD[1], qui décrit dans la partie supérieure de son hypocotyle, de chaque côté, « deux faisceaux libéro-ligneux orientés suivant la sécante et confondus par leur extrémité interne; ces faisceaux se trouvent encore dans les cotylédons inclinés de 45° sur le rayon ». Cette description témoigne d'une observation fort exacte, comme la plupart des autres descriptions de cet auteur, mais elle correspond déjà à une phase avancée du développement. En effet, la plante qui a servi à cette description avait 8 centimètres de longueur. Si l'on se rappelle ce que nous avons dit à propos de la Betterave, on comprendra d'avance qu'une telle plante est beaucoup trop âgée pour montrer les premiers états du développement de son appareil conducteur. M. GÉRARD fait d'ailleurs remarquer que, dans sa plante, les formations secondaires tiennent déjà une certaine place, mais il estime qu'on peut néanmoins se rendre compte de la disposition primaire.

M. FRON reprit cette étude sur un exemplaire de même âge que le précédent. Il constate que chaque massif libérien primaire, à quelques millimètres au-dessus de la base de l'hypocotyle, s'allonge tangentiellement et se divise. De même, les faisceaux ligneux se fractionnent en quatre branches, dont la portion interne vient s'appliquer contre chacune des quatre régions libériennes, de telle sorte que, dès ce niveau, les quatre faisceaux libéro-ligneux sont constitués. Ce sont les quatre faisceaux caulinaires. Ces faisceaux marchent d'abord parallèlement, puis se divisent un peu au-dessous des cotylédons pour donner naissance aux faisceaux cotylédonaires.

Nous allons voir que ces descriptions relatives à l'Arroche doivent être modifiées dans le même sens que celle de la Betterave.

Sur des plantules, au début de la germination, nous constatons que les deux faisceaux libériens primaires de la radicule se continuent, dès la base de l'hypocotyle, chacun par deux faisceaux libériens qui s'écartent l'un de l'autre de façon à occuper les quatre angles d'un carré. Il en résulte que la stèle

1. R. GÉRARD, Recherches sur le passage de la racine à la tige. *Ann. des Sc. nat.*, VI[e] Série, t. XI.

présente une section carrée assez caractéristique, chaque faisceau libérien ayant toutefois sa face externe un peu arrondie. Cet aspect se maintient dans l'hypocotyle jusqu'au voisinage des cotylédons.

Les deux faisceaux ligneux primaires de la radicule sont relativement moins développés que les faisceaux libériens; ils sont seulement représentés encore par quelques vaisseaux disposés en file radiale. Ces faisceaux ligneux se continuent de la radicule dans toute la hauteur de l'hypocotyle, puis ils s'infléchissent en dehors pour pénétrer dans les cotylédons, en même

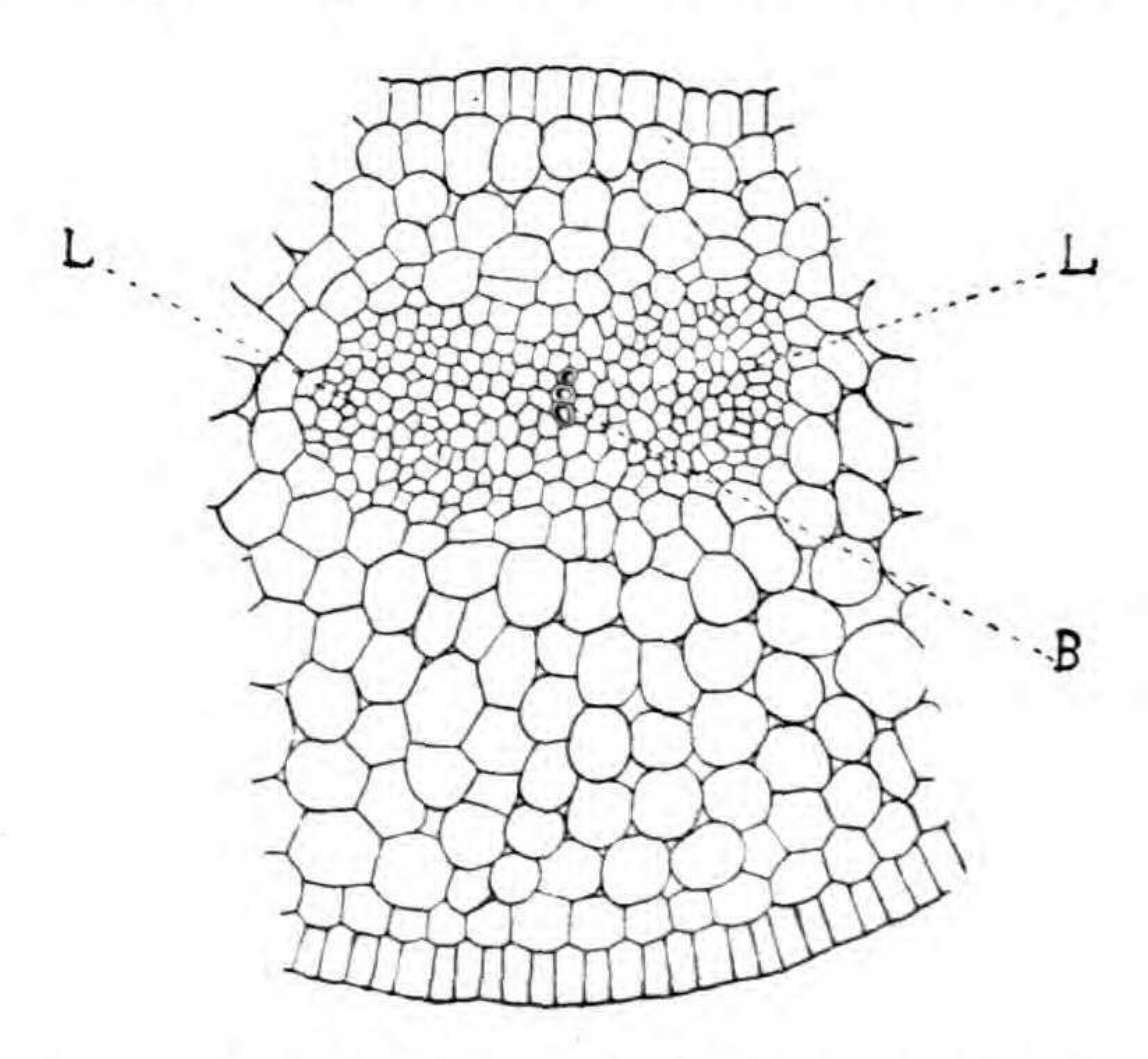


Fig. 7. — *Atriplex hastata*. Section transversale de la base d'un cotylédon. État jeune.

temps que les deux faisceaux libériens qui leur correspondent. *Ces deux faisceaux ligneux ne se dédoublent pas et ne subissent pas de mouvement de rotation.*

A la base du cotylédon, on peut voir ce faisceau ligneux (B, fig. 7) représenté par trois vaisseaux situés sur la ligne médiane, alterne par conséquent, avec les faisceaux libériens latéraux (L, fig. 7).

Ainsi à ce moment, dans toute la hauteur de l'hypocotyle, on ne trouve que ces deux faisceaux ligneux alternes avec ces quatre faisceaux libériens. Ces deux sortes de faisceaux sont entièrement destinés aux cotylédons et constituent, par conséquent, les faisceaux cotylédonaires. On ne trouve encore aucune trace de *faisceaux caulinaires*.

L'accélération basifuge du développement est encore plus accusée dans cette plante que dans la Betterave. Cela est de

toute évidence en ce qui concerne les faisceaux libériens qui, au voisinage de la base de l'hypocotyle, sont remplacés chacun par deux faisceaux libériens nouveaux. Cela se constate aisément aussi pour les faisceaux ligneux, car les premiers vaisseaux sont nettement différenciés dans les cotylédons, alors qu'on peut à peine les distinguer dans l'hypocotyle. Il est vrai qu'avant l'énoncé de cette loi de l'accélération basifuge, ce dernier fait aurait été interprété tout autrement. On en aurait conclu que la marche du développement s'accomplit de haut en bas, ce qui eût été une confirmation de la théorie généralement admise. Mais, ce faisant, on aurait en même temps conclu que les vaisseaux superposés sont antérieurs aux vaisseaux alternes, ce qui suffit à prouver l'inanité de cette interprétation.

C'est d'après la marche ordinaire que se poursuit le développement de l'appareil conducteur dans l'*A. hastata*; des vaisseaux intermédiaires se différencient de part et d'autre des vaisseaux alternes, puis de nouveaux vaisseaux se différencient à leur suite et se trouvent nettement superposés au liber, enfin apparaissent les formations secondaires.

Pendant que ces derniers éléments libériens et ligneux prennent ainsi naissance, les éléments primitivement différenciés entrent en voie de régression. En particulier, les premiers vaisseaux disparaissent bientôt dans la région supérieure de l'hypocotyle et dans la base des cotylédons. Si on examine des plantules plus âgées, on ne retrouve plus trace du faisceau ligneux primitif alterne à partir d'un certain niveau de l'hypocotyle; les vaisseaux intermédiaires et superposés qui subsistent peuvent alors être pris pour des faisceaux ligneux réunis par leur extrémité interne, selon l'expression de Gérard.

En résumé, dans l'Arroche comme dans la Betterave, le développement de l'appareil conducteur subit les mêmes phases. Seulement, dans l'Arroche, l'accélération basifuge est plus grande que dans la Betterave, puisque la phase primitive est moins bien représentée à la base des cotylédons et que les faisceaux libériens sont dédoublés dès la base de l'hypocotyle. Dans l'une et l'autre plante, les faisceaux cotylédonaires conservent, jusque dans les cotylédons, la disposition alterne primitive, et

c'est dans les cotylédons que se fait le passage de la disposition alterne à la disposition superposée.

Ce passage a lieu non loin de la base, par suppression des derniers vaisseaux alternes et rapprochement des faisceaux libériens latéraux qui forment désormais un faisceau libérien unique, en dedans duquel les premiers vaisseaux qui se différencient se trouvent superposés.

Les faisceaux caulinaires se forment dans l'hypocotyle, au moment où se différencient les vaisseaux superposés des faisceaux cotylédonaires. Ils se forment aux dépens des cellules situées entre les demi-faisceaux libériens primitifs. Ces cellules, par cloisonnement actif, donnent naissance à des arcs libéro-ligneux unis latéralement aux faisceaux cotylédonaires. Ces arcs libéro-ligneux se continuent parallèlement, tandis que les faisceaux cotylédonaires s'infléchissent en dehors vers les cotylédons; ils s'accroissent de plus en plus et, comme dans la Betterave, ces faisceaux caulinaires prennent l'apparence d'un tronc dont les faisceaux cotylédonaires ne seraient qu'un rameau. C'est cet aspect que présente l'appareil conducteur dans une plantule de 7 à 8 centimètres de longueur, c'est-à-dire telle que l'exemplaire choisi par Gérard, puis par Fron pour servir de point de départ à leur étude.

Nous avons fait la même constatation sur plusieurs *Atriplex* qui offrent, à ce point de vue, peu de différences avec l'*A. hastata*.

Nous avons poursuivi la même étude sur un assez grand nombre d'autres Chénopodiacées choisies de préférence parmi des tribus différentes de cette famille et nous allons résumer brièvement les résultats obtenus sur un certain nombre de types; car il nous faudrait, dans presque tous ces cas, répéter la description détaillée que nous avons faite de la Betterave ou de l'Arroche.

Roubieva multifida.

Les deux faisceaux libériens primitifs de la radicule se continuent dans tout l'hypocotyle. Au-dessous de l'insertion des cotylédons, ils se continuent chacun par deux faisceaux libériens

qui s'écartent l'un de l'autre pour pénétrer dans les cotylédons. Les deux faisceaux ligneux primitifs de la radicule se continuent jusque dans les cotylédons en demeurant dans le même plan; ils ne se divisent pas et ne subissent aucun mouvement de rotation.

A la base du cotylédon, les premiers vaisseaux qui se différencient (B, fig. 8) sont quelquefois situés au contact de l'assise qui correspond au péricycle; par conséquent la disposition alterne primitive persiste là dans toute sa netteté (B, fig. 9). Sur un certain nombre de coupes successives, menées à partir

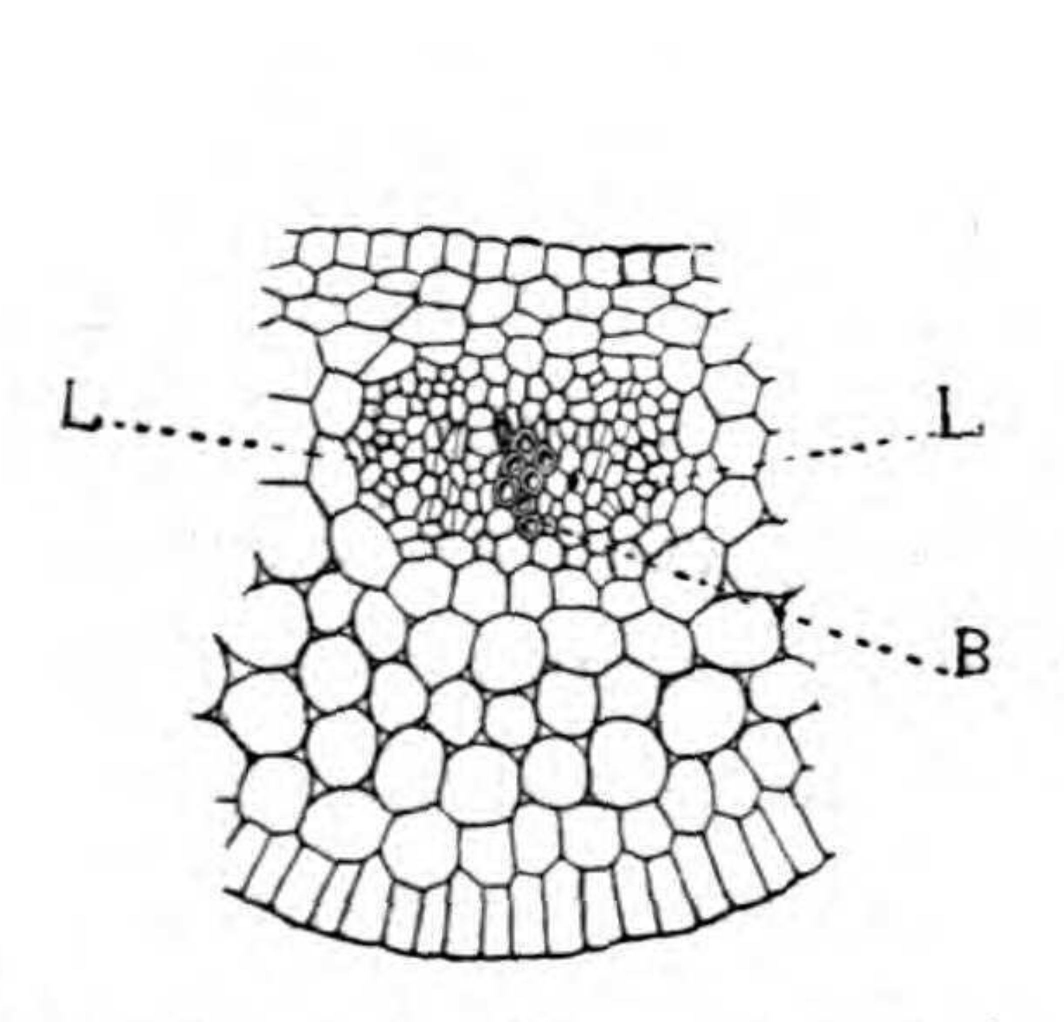


Fig. 8. — *Roubieva multifida.* — Section transversale de la base du cotylédon. État jeune.

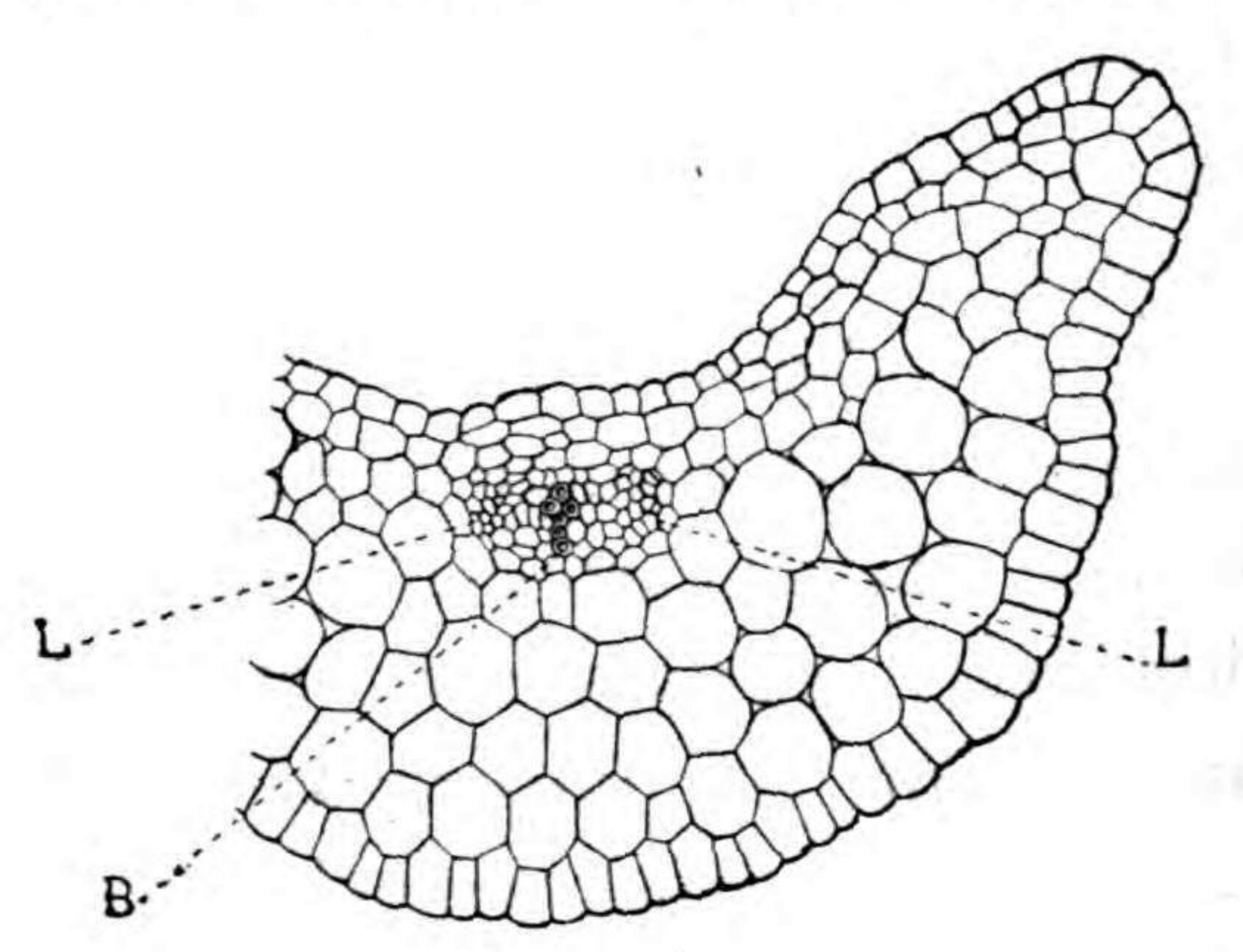


Fig. 9. — État un peu plus âgé que le précédent.

de la base, on peut constater la persistance des vaisseaux alternes représentés par un nombre qui diminue peu à peu. Ensuite, ces vaisseaux n'étant plus représentés, les deux faisceaux libériens latéraux se rapprochent progressivement l'un de l'autre et, quand ils sont unis sur la ligne médiane, les vaisseaux qui se différencient en premier lieu sont superposés en dedans de ce liber.

BLITUM CAPITATUM.

L'appareil conducteur présente la même disposition que dans la Betterave. Les deux faisceaux libériens s'élèvent de la radicule jusqu'au voisinage des cotylédons et, un peu au-dessous de leur insertion, ils se continuent chacun par deux faisceaux libériens nouveaux qui divergent aussitôt pour se poursuivre dans

ces cotylédons. Les deux faisceaux ligneux alternes pénètrent sans dédoublement ni rotation dans les cotylédons.

A la partie supérieure de l'hypocotyle et à la base des cotylédons, les formations secondaires se montrent de bonne heure. Les cellules qui touchent le faisceau ligneux alterne (B, fig, 10) à droite et à gauche se cloisonnent parallèlement à la direction radiale de ce faisceau, de telle façon que les vaisseaux intermédiaires sont réduits au minimum. D'ailleurs, dans les cotylédons, les vaisseaux alternes se réduisent rapidement, en s'éloignant de la base. Les cellules situées en dehors de la bande médiane correspondant au faisceau ligneux alterne se divisent

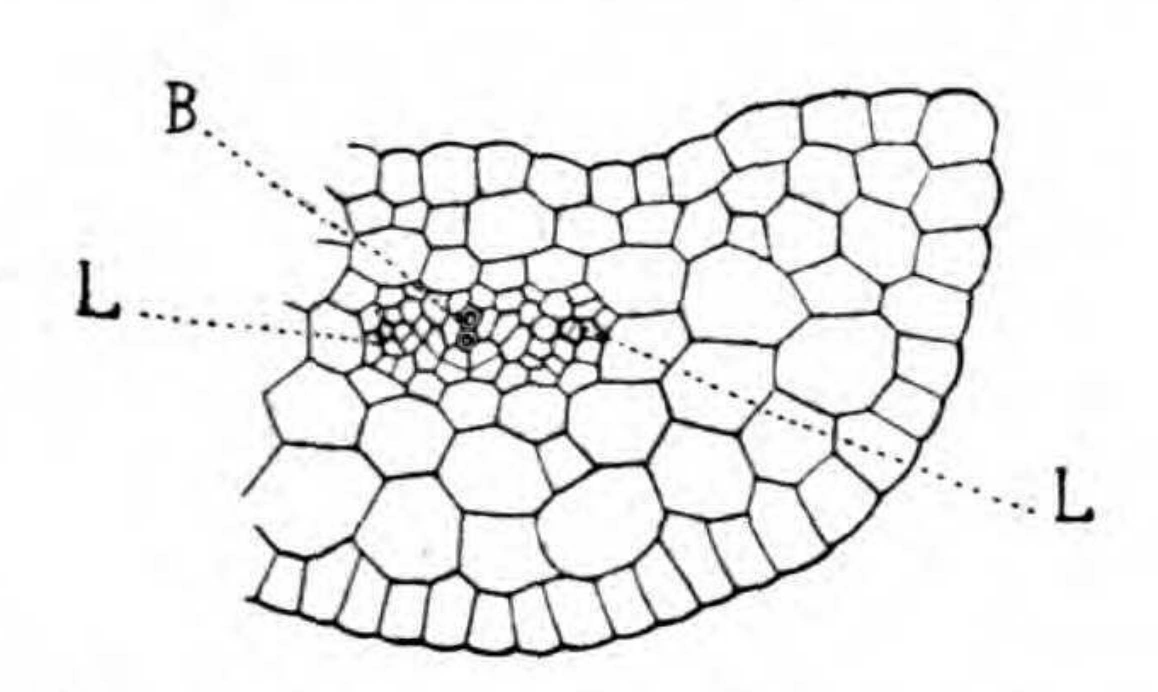


Fig. 10. — *Blitum capitatum.* — Section transversale de la base du cotylédon. Etat jeune.

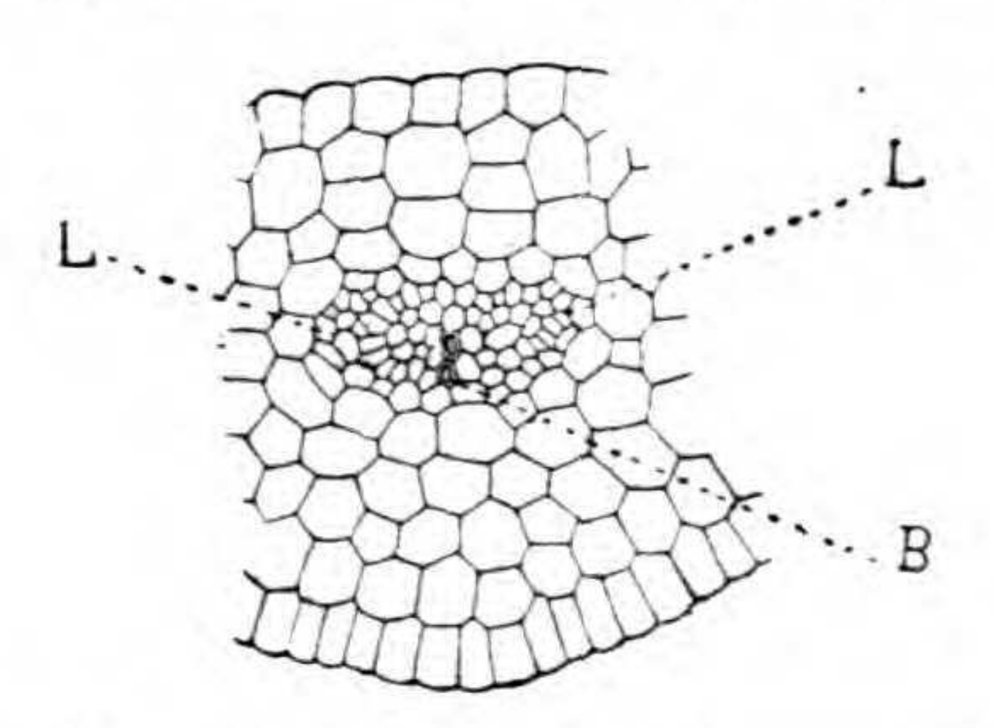


Fig. 11. — *Corispermum hyssopifolium.* — Section transversale de la base du cotylédon. De part et d'autre du faisceau ligneux primitif, on voit les cloisonnements des formations secondaires.

aussi très rapidement par des cloisons tangentielles donnant un arc libérien médian, en dedans duquel se trouveront désormais superposés les premiers vaisseaux qui vont se différencier.

Corispermum hyssopifolium.

C'est encore au type de la Betterave qu'on doit rattacher cette plante. Toutefois l'accélération basifuge est moins marquée et la persistance du faisceau ligneux alterne (B, fig. 11) s'observe jusqu'à une distance notable au-dessus de la base du cotylédon.

Au niveau de l'insertion des cotylédons, les cellules situées entre les deux moitiés de chaque faisceau libérien se divisent pour donner naissance à un arc libéro-ligneux correspondant au faisceau caulinaire. Dans ce dernier faisceau, les éléments libériens se différencient longtemps avant que se reconnaissent les premiers vaisseaux. Ainsi chaque faisceau cotylédonaire, à

la partie supérieure de l'hypocotyle, possède déjà quinze à vingt vaisseaux complètement lignifiés, alors que les faisceaux caulinaires au même niveau ne présentent pas encore un seul vaisseau différencié. C'est un exemple favorable, pour l'étude du développement de l'appareil conducteur, parce que la persistance du faisceau ligneux alterne est grande et que le faisceau cotylédonaire acquiert un grand développement avant que les faisceaux caulinaires soient indiqués.

Kochia scoparia.

Le développement de l'appareil conducteur se rattache au type Betterave. Ici le système libérien prend une très grande avance sur le système ligneux qui se différencie tardivement. Ainsi on peut constater la formation de plusieurs feuilles dans la gemmule avant de voir un seul vaisseau différencié. Souvent d'ailleurs le faisceau ligneux alterne ne lignifie pas tous les éléments qui paraissent lui appartenir. A la partie supérieure de l'hypocotyle ou à la base du cotylédon, on trouve le premier vaisseau bien différencié et lignifié au contact du péricycle, tandis que les éléments situés en dedans, sur la même file radiale, sont plus ou moins atrophiés, ou remplacés par une lacune irrégulière.

Suæda maritima.

Les deux faisceaux libériens de la radicule se continuent à un certain niveau de l'hypocotyle, chacun par deux demi-faisceaux libériens qui s'écartent l'un de l'autre puis s'infléchissent ensuite dans les cotylédons. Les deux faisceaux ligneux de la radicule se continuent sans se dédoubler jusque dans les cotylédons, ainsi qu'on peut le voir (B, fig. 12).

Dans l'exemple choisi, le faisceau ligneux est disposé en file radiale et il présente une alternance très nette avec les deux demi-faisceaux libériens (L, fig. 12). Dans beaucoup d'individus cette disposition est moins régulière. Souvent aussi elle est plus nettement indiquée dans un cotylédon que dans l'autre. C'est là une remarque qui s'applique d'ailleurs à la plupart des

Chénopodiacées dont l'embryon est enroulé et présente par suite une asymétrie plus ou moins grande. Cette asymétrie a été étudiée particulièrement par M. Fron, qui lui a consacré un chapitre intéressant de son Mémoire.

Dans la portion comprise entre les deux demi-faisceaux libériens, au-dessous des cotylédons, on voit de bonne heure s'ébaucher le faisceau caulinaire; il est formé d'abord d'un seul tube criblé, alors que les deux faisceaux cotylédonaires ont seulement chacun un ou deux vaisseaux.

Ensuite le nombre des tubes criblés augmente dans chacun

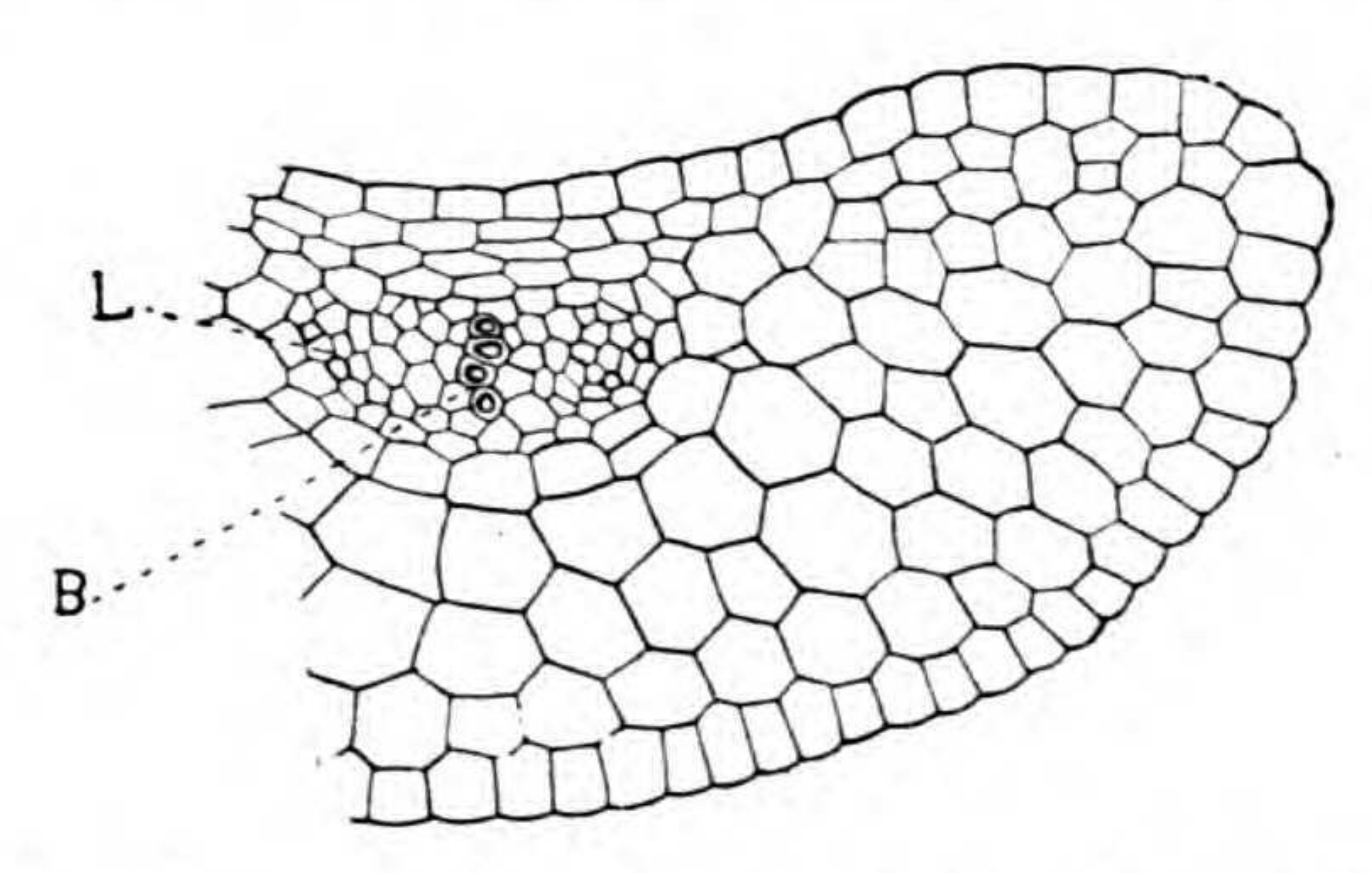


Fig. 12. — *Suæda maritima*. — Section transversale d'une portion de la base du cotylédon. État jeune.

de ces faisceaux caulinaires, de même les vaisseaux des faisceaux cotylédonaires deviennent plus nombreux, et on peut ainsi compter sept à huit de ces éléments bien différenciés pour chaque faisceau, sans qu'il y ait encore un seul vaisseau au faisceau caulinaire.

Halogeton monandrus.

C'est encore au type de la Betterave que se rapporte le développement de l'appareil conducteur dans cette plante. Les deux faisceaux libériens de la radicule se continuent dans presque toute la hauteur de l'hypocotyle où les deux faisceaux ligneux se montrent avec une disposition radiale alterne très nette.

Ces deux faisceaux ligneux se continuent dans les cotylédons en conservant leur position radiale et sur une coupe transversale, menée à la base du cotylédon, ils occupent presque toute la bande médiane, les premiers vaisseaux se trouvant encore représentés. L'accélération basifuge est moins grande que dans

les types précédents, aussi cet aspect primitif est-il facile à observer à la base du cotylédon. Sur une certaine longueur au-dessus de la base, les vaisseaux alternes demeurent représentés, leur réduction s'affectuant lentement.

Basella rubra.

C'est au type Betterave que se rattache cette plante. Les deux

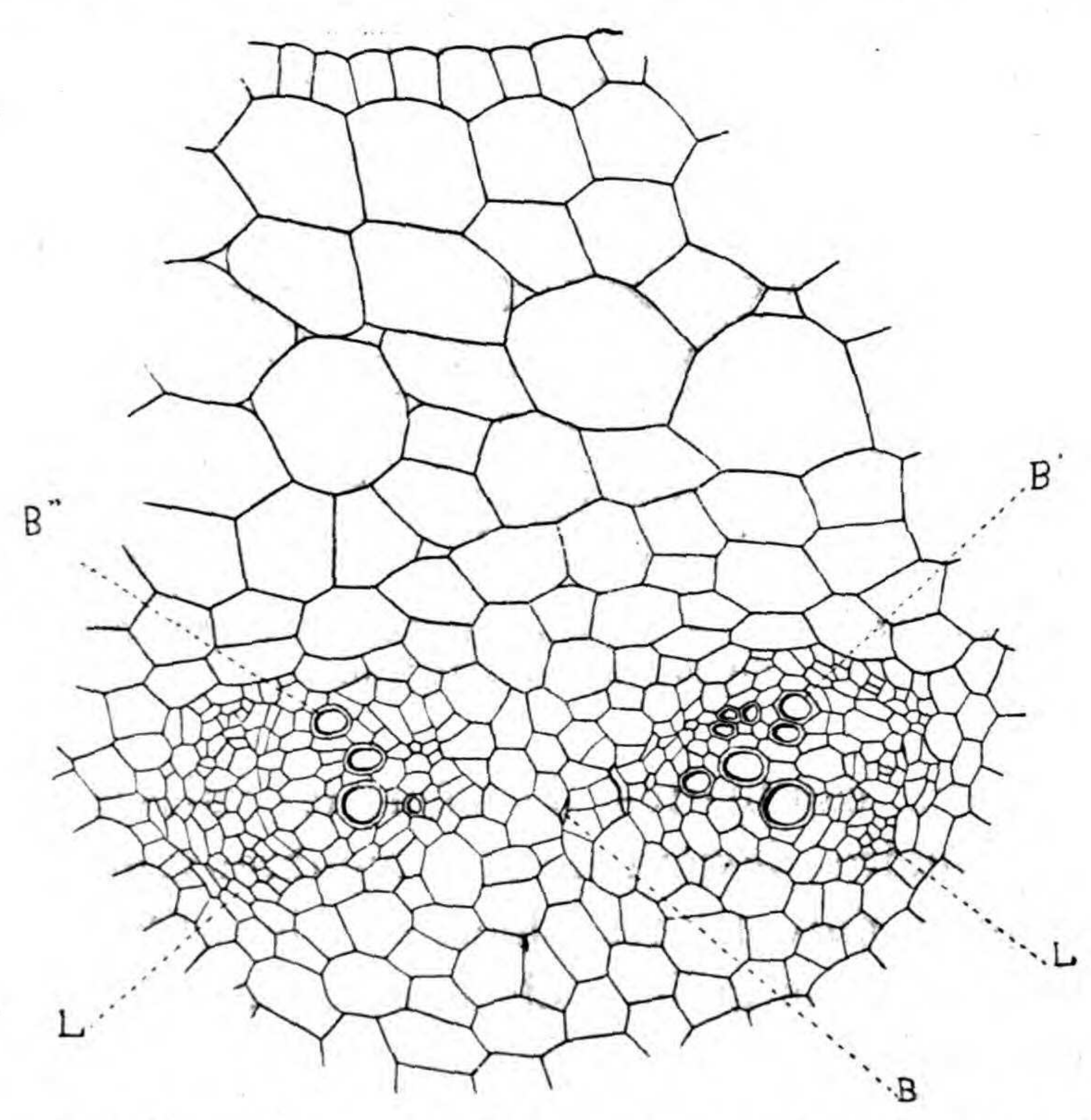


Fig. 13. — *Basella rubra.* — Section transversale d'une portion de la base du cotylédon. État âgé.

faisceaux ligneux primaires de la radicule se continuent sans dédoublement ni rotation jusque dans les cotylédons.

Les deux faisceaux libériens de la radicule demeurent aussi sans se dédoubler jusqu'au niveau des cotylédons, puis chacun se continue par deux demi-faisceaux libériens qui s'écartent l'un de l'autre. Mais, au lieu de s'orienter suivant la tangente, ils se placent parallèlement à la direction radiale des faisceaux ligneux, de telle sorte que dans la base du cotylédon la disposition de l'appareil conducteur est caractéristique. Sur la ligne médiane se trouve le faisceau ligneux et, de part et d'autre,

un demi-faisceau libérien est dirigé parallèlement. C'est l'alternance la plus complète qui puisse être réalisée.

Plus tard (fig. 13), tous les vaisseaux correspondant à la ligne médiane se résorbent et il reste alors deux demi-faisceaux libéro-ligneux, qui paraissent tout à fait distincts et qui sont complètement opposés l'un à l'autre. Il peut exister entre eux un espace assez grand, dans lequel, à un certain moment, on peut encore constater quelques vestiges de vaisseaux incomplètement résorbés (B', fig. 13). Cette plante présente aussi, à un degré très marqué, un exemple de l'asymétrie que nous avons signalée à propos de *Suæda maritima*.

Conclusions.

Chez toutes les plantes étudiées dans cette Note, *la disposition alterne persiste jusque dans les cotylédons, et c'est seulement après sa disparition que se trouve réalisée la disposition superposée.*

Cela confirme donc la manière de voir que nous opposons à l'opinion classique.

Cette manière de voir peut se résumer ainsi : La disposition superposée, qui s'établit d'ordinaire au début de la feuille, n'est pas primitive au même degré que la disposition alterne qui se montre toujours au début de la racine. Elle correspond seulement à la troisième phase du développement de l'appareil conducteur. C'est par suite de *l'accélération basifuge* que disparaissent les vaisseaux correspondant aux phases précédentes et leur disparition a lieu plus ou moins bas, dans le corps de la plante, suivant que cette accélération est plus ou moins grande.

Cette étude des Chénopodiacées nous a de plus montré comment les auteurs précédents ont été conduits à confirmer la triple hypothèse de l'identification, du dédoublement et de la rotation des faisceaux ligneux, hypothèse qui doit désormais être abandonnée.

Il est donné lecture de la communication qui suit :